

УДК 595.429.2

**ГАЛЛОГЕНЕЗ, ИНДУЦИРУЕМЫЙ ЧЕТЫРЕХНОГИМИ КЛЕЩАМИ
(ACARIFORMES: ERIOPHYOIDEA)**

© Ф. Е. Четвериков,^{1, 2} А. Э. Вишняков,² И. Е. Додуева,²
М. А. Лебедева,² С. И. Сухарева,² А. Л. Шаварда²

¹ Зоологический институт РАН

Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034

² Санкт-Петербургский государственный университет

Университетская наб., 7/9, С.-Петербург, 199034

¹ E-mail: philipp-chetverikov@yandex.ru

Поступила 14.05.2015

В статье представлен обзор последних данных по проблеме галлообразования на растениях под воздействием четырехногих клещей надсем. Eriophyoidea. Образование галла индуцируется в клетках эпидермиса и представляет собой сложно организованную ростовую реакцию, возникающую в ответ на инъекцию слюны. Природа галл-индуцирующих агентов неизвестна. В роли таких агентов могут выступать специфические факторы слюны клещей, воздействующие на деление клеток растений (например, фитогормоны, предположительно секретируемые клещами), и микробные фитопатогены. Различия во внешнем строении галлов в первую очередь определяются видом клеща. Разнообразие галлов ограничено несколькими типовыми формами, которые, вероятно, возникли конвергентно на филогенетически далеких растениях-хозяевах. Для типизации повреждений, вызываемых эриофиоидеями на растениях, предложена обновленная классификация, базирующаяся на следующих критериях: количество органов растения, вовлеченных в патологический процесс; продолжительность существования повреждения и колонии клещей внутри его и локализация повреждения на растении (топография). Обоснована поэтапная исследовательская программа дальнейших работ по проблематике галлогенеза.

Ключевые слова: галлы, фитогормоны, фитопаразитизм, регуляция экспрессии генов.

Надсем. Eriophyoidea Nalepa, 1898 — группа фитопаразитических акариформных клещей, изобилующая вредоносными видами. Высокая экономическая значимость четырехногих клещей связана с их способностью переносить фитопатогены и вызывать образование различных повреждений на растениях, таких как галлы, «ведьмины метлы», разрастания почек и др. (Сухарева, 1992). Именно поэтому многие виды четырехногих клещей наряду с паутиными клещами, тлями и другими вредителями расте-

ний внесены в карантинные списки служб фитосанитарного контроля по всему миру. К настоящему времени описано порядка 5000 видов эриофиоидей, что по оценкам ряда исследователей составляет не более 20 % их мирового разнообразия (Amrine et al., 2003). Большая часть описанных видов живет на растениях открыто, и лишь 15—20 % видов обитает в естественных убежищах на хозяине или внутри образуемых ими галлов. Микроскопические размеры (100—200 мкм) и сложность длительного содержания эриофиоидей в культуре делают их весьма неудобными объектами для исследования. Данный факт существенно затрудняет проведение экспериментальных работ, в том числе исследований по галлообразованию, индуцируемому четырехногими клещами. В настоящей работе представлен краткий обзор по данной проблеме и рассмотрены возможные перспективы дальнейших исследований.

РАЗНООБРАЗИЕ ПОВРЕЖДЕНИЙ И ПАТОГЕНЕЗ ГАЛООБРАЗОВАНИЯ

Свободноживущие эриофиоидеи в большинстве случаев не вызывают видимых невооруженным глазом повреждений. Однако некоторые из них при массовом размножении приводят к появлению ржавчины (rust), бронзовости (bronzing) или хлоротичности (chlorosis) инфицированных частей растения (Westphal, Manson, 1996). Число видов эриофиоидей, способных вызывать значительные изменения в тканях растений, затрагивающие целые клеточные пласты, невелико по сравнению с общим числом описанных видов (~5000) и не превышает 10 %. В результате деятельности таких клещей у растения формируются очаги пролиферативной активности, которые приводят к образованию тех или иных патологических новообразований. Наиболее разнообразные и многочисленные повреждения наблюдаются на двудольных. На других группах растений (папоротники, голосеменные и однодольные) вызываемые эриофиоидеями повреждения встречаются гораздо реже, а их разнообразие существенно меньше (Westphal, 1992).

Новообразования, индуцируемые эриофиоидными клещами, различаются по внешнему виду и гистологическому строению. Классификация галлов, вызываемых четырехногими клещами, была предложена более 20 лет назад (Westphal, 1992), она не охватывает всего разнообразия галлов и поэтому нуждается в пересмотре. Охватить все возможные типы повреждений в единой классификации довольно сложно, однако применение нескольких классификационных критериев позволяет это сделать. Мы предлагаем использовать следующие критерии (см. таблицу): № 1 — количество органов растения, вовлеченных в патологический процесс; № 2 — продолжительность существования повреждения и колонии клещей внутри его и № 3 — локализация повреждения на растении (топография). Группы повреждений, выделенных по топографическому признаку (критерий № 3), можно далее дифференцировать по форме галла (критерий № 3а) и направлению его роста (критерий № 3б).

Наиболее распространенная и разнообразная группа повреждений — однолетние листовые галлы, в первую очередь мешковидные галлы и войлочные. Такие галлы встречаются главным образом на двудольных растении-

Классификация повреждений, вызываемых эриофиоидеями на растениях
(по: Westphal, 1992 с дополнениями)

Classification of damages caused by eriophyoid mites in plants
(after: Westphal, 1992, with additions)

Критерий классификации	Типы повреждений
1. Количество органов растения, вовлеченных в патологический процесс	1.1. Простые или моноорганные (на одном органе растения, например, галлы на листе) 1.2. Комплексные или полиорганные (в тератогенез вовлечено несколько органов, например: разрастания соцветий, кущение побегов, друзы почек, «ведьмины метлы»)
2. Продолжительность существования повреждения и колонии клещей внутри него	2.1. Однолетние (на однолетних органах растений, например, войлочники на листьях листопадных растений) 2.2. Многолетние (на долгоживущих органах растений, например, коровые галлы)
3. Локализация повреждения на растении (топография)	3.1. Листовые (например, галлы и войлочники на липе, черемухе, ольхе) 3.2. Стеблевые (например, коровые галлы на сосне и клене) 3.3. Почковые (например, увеличенные почки на орешнике и ели)
3а. Внешний вид*	3а.1. Войлочек (erineum, warty galls) 3а.2. Мясистые выросты эпидермиса (fleshy protuberances) 3а.3. «Оспи́ны» (pocken galls) 3а.4. Краевые закручивания листа (marginal leaf roll galls) 3а.5. Жилковые галлы (vein galls, fold galls) 3а.6. Мешковидные галлы (pouch galls, finger galls) 3а.7. Бляшковидные галлы (blisters)
3б. Эпидермис,* в котором начинается индукция галлогенеза или расположено входное отверстие галла	3б.1. Адаксиально-индуцированное (клещ питается на верхней поверхности листа, галл растет сверху вниз) 3б.2. Абаксиально-индуцированное (клещ питается на нижней поверхности листа, галл растет снизу вверх)

Примечание. *Применительно только к листовым галлам (3.1).

ях. Мешковидные галлы обычны на древесных растениях в бореальной Голарктике (на кленах, березах, тополях, ивах). По сравнению с другими видами галлов формирование мешковидных галлов исследовано достаточно подробно. На примере мешковидных галлов на ольхе ниже рассмотрено галлообразование под воздействием эриофиоидей.

Образование мешковидного галла представляет собой сложно организованную ростовую реакцию, которая индуцируется в эпидермисе листовой пластинки. Изучение анатомии мешковидных галлов, развивающихся на двух видах ольхи (*Alnus glutinosa* и *A. incana*) при заражении клещами *Eriophyes laevis*, показало, что начальные стадии формирования галла связаны с многочисленными антиклинальными делениями клеток абаксиальной части мезофилла (Kane et al., 1997). Результатом этого является потеря четко выраженных зон палисадного мезофилла и аэренхимы и формирование плотной массы единообразной паренхимы. Паренхимные клетки галла

на ранней стадии развития имеют морфологические характеристики, типичные для клеток меристем (плотную гомогенную цитоплазму, гипертрофированные ядра, отрицательную реакцию в биохимических тестах на лигнин и крахмал). Сочетание многочисленных антиклинальных и редких периклинальных делений клеток абаксиального эпидермиса и паренхимы вызывает инвагинацию абаксиальной стороны листовой пластинки, из которой в дальнейшем формируется мешковидный галл. В галлах на более поздних стадиях развития активное деление клеток в антиклинальном направлении сохраняется только в нижней части галла, окружающей галловую пору (*ostiole*). В то же время клетки апикальной части галла утрачивают способность к делениям и соответственно морфологические характеристики меристемных клеток (в частности, их ядра не гипертрофированы, в цитоплазме встречаются гранулы крахмала), кроме того, наблюдается лигнификация внутренней выстилки галла, образованной абаксиальным эпидермисом. Таким образом, на ранних этапах формирования галла важнейшую роль играют интенсивные деления эпидермальных клеток и меристематизация клеток паренхимы, тогда как старение галла связано с уплотнением его стенок и снижением пролиферативной активности клеток входящих в его состав тканей.

Галлы, напоминающие по форме мешок, но более крупные по размерам, образуют на листьях растений некоторые насекомые, например галлицы и тли, а также грибы и нематоды. Патогенетические процессы, происходящие в растительных тканях при воздействии этих вредителей, в целом похожи и, как и в случае с эриофиоидными клещами, включают дедифференцировку и пролиферацию клеток, сопровождающуюся изгибанием листовой пластинки и последующим утолщением стенок галла (Raman, 2012). Патогенез таких повреждений, как закручивания края листовой пластинки и разрастания почек под действием клещей или насекомых протекает сходным образом. Сравнительный анализ разнообразных форм морфогенетического ответа приводит к идее о конвергентном характере типов галлогенеза, индуцируемого разными группами артропод на растениях (Raman, 2011). Кроме того, очевидно, что ответ растений на контакт с паразитами имеет ограниченное число вариантов. Исследования последних лет показали, что важную роль в этих процессах играет изменение баланса фитогормонов и иммунный ответ растений, однако пути их активации под воздействием триггеров членистоногих пока слабо изучены (Choi et al., 2011; Erb et al., 2012; Tooker, Helms, 2014; Suzuki et al., 2014).

ЭТИОЛОГИЯ ГАЛЛООБРАЗОВАНИЯ

Общая теория, объясняющая разнообразие галлов и механизмы их возникновения, не разработана. Было показано, что галлогенез вызывается компонентами слюны фитопаразитов, распространяющимися от места инокуляции по плазмодесмам и сосудам, а не механическим повреждением растительных тканей (Sopow et al., 2003). Несмотря на высокое многообразие типов галлов, их объединяет универсальное свойство — все они связаны с изменением ростовой программы клеток в области формирования галла. Поэтому основные гипотезы, объясняющие механизм индукции

галлогенеза, связаны с химическими агентами слюны, способными влиять на пролиферацию. Четкая причина развития ростовой реакции листовой пластинки при галлообразовании пока не выявлена. В качестве действующего начала, запускающего процесс образования галла, могут выступать (1) специфические триггер-факторы, воздействующие на деление клеток растений (например, фитогормоны), и (2) микробные фитопатогены.

1. Биохимические триггеры слюны клеща (фитогормоны и пептиды). Как правило, ростовые реакции растений на заражение паразитами связаны с локальными изменениями концентрации фитогормонов (Dodueva et al., 2007). Эти изменения могут быть обусловлены как местной интенсификацией синтеза ростовых гормонов самого растения в инфицированных клетках, так и инъекцией экзогенных фитогормонов со слюной паразита. Гены биосинтеза ауксинов и цитокининов (двух основных групп гормонов, контролирующих клеточный цикл у растений) обнаружены у ряда фитопатогенных бактерий и грибов (Hartig, Beck, 2006). Увеличение концентрации цитокининов и ауксинов в пораженных органах растений выявлено при изучении взаимодействия растений с еще большим количеством галлоиндуцирующих фитопаразитов: грибами, простейшими, нематодами и насекомыми (Додуева и др., 2013). Сравнительно недавно было показано, что в формировании патологических новообразований у высших растений принимает участие еще одна группа фитогормонов — CLE-пептиды. В частности, индукция галлогенеза нематодами связана с их способностью к биосинтезу и секреции CLE-пептидов (Mitchum et al., 2008; Dodueva et al., 2012).

Впервые предположение о том, что в слюне четырехногих клещей содержатся фитогормоны, было высказано и проверено в работе итальянских акарологов (De Lillo, Monfreda, 2004). В их тестах на ауксин- и цитокинин-подобную активность (с колеоптилями пшеницы и изолированными семядолями редиса соответственно) экстрагированный секрет слюнных желез клещей действительно демонстрировал обе эти активности, но отличия от контроля были невелики. Природа агента слюны клещей пока не определена, но предполагается, что это могут быть фитогормоны, митогенные липиды или хитозан-подобные молекулы (Farmer, 2000; Petanović, Kielkiewicz, 2010a; Raman, 2011). Принимая во внимание данные, полученные на примере других галлоиндуцирующих фитопаразитов, представляется наиболее вероятным, что эриофиоидеи могут быть способны к биосинтезу и секреции фитогормонов (ауксинов, цитокининов или CLE-пептидов) либо могут влиять на метаболизм этих гормонов в растительных тканях.

Помимо непосредственного участия в контроле клеточного цикла, фитогормоны могут воздействовать на активность меристем, регулируя уровень экспрессии генов меристем-специфичных транскрипционных факторов (Galinha et al., 2009). Наибольшую известность среди них получили гомеодомен-содержащие транскрипционные факторы KNOX (KNOTTED1-Related Homeobox) и WOX (WUSCHEL-Related Homeobox), которые влияют на уровень экспрессии генов-регуляторов метаболизма и передачу сигнала таких фитогормонов как цитокинины, ауксины, гиббереллины и CLE-пептиды (Lutova, Dodueva, 2007; Galinha et al., 2009). В связи с этим логично предположить, что изменение метаболизма ауксинов, цитокини-

нов и CLE-пептидов в тканях растений под влиянием галлоиндуцирующих паразитов может сопровождаться изменением активности меристем-специфичных транскрипционных факторов KNOX и WOX. Действительно, активация экспрессии генов KNOX и WOX была показана для ряда патологических новообразований, индуцированных паразитами у высших растений (Bird, Koltai, 2000; Testone et al., 2008). Хотя точные механизмы активации экспрессии генов KNOX и WOX при развитии галлов до настоящего времени неизвестны, не исключено, что в слюне эриофиоидей в будущем будет обнаружен какой-либо активатор экспрессии этих или функционально близких к ним генов.

2. Патогенные инфекционные агенты. Еще одно предположение о механизме влияния четырехногих клещей на нормальный рост листовой пластинки заключается в том, что клещи выступают в качестве переносчика микробного галлоиндуцирующего агента — например, вируса или бактерии. Действительно, некоторые бактерии и вирусы вызывают аномальные разрастания тканей у растений, а ряд опухоль-индуцирующих вирусов (фитореовирусы и геминивирусы) переносится насекомыми, главным образом белокрылками и цикадками (Raman, 2012). Хотя исследования эриофиоидей как возможных переносчиков галлоиндуцирующих микробных фитопатогенов ранее не проводились, было показано, что отдельные виды эриофиоидных клещей переносят фитовирусы, например, вирусы мозаики пшеницы и реверсии смородины; также высказывались предположения, что эриофиоидеи могут быть переносчиками фитоплазм (Сухарева, 1992; Oldfield, Proeseler, 1996; Petanovic, Kielkiewicz, 2010a, b). Кроме того, не исключено, что четырехногие клещи, как и многие другие растительноядные членистоногие, имеют внутриклеточных или внутриполостных симбионтов, которые в свою очередь могут быть источниками веществ, участвующих в индукции роста галлов. Таким образом, вопрос участия микробов в галлогенезе, индуцируемом эриофиоидеями, остается открытым и требует прояснения.

ВКЛАД ПАРАЗИТА И ХОЗЯИНА В ФОРМИРОВАНИЕ ГАЛЛА

Галлообразующие эриофиоидные клещи и их растения-хозяева образуют стабильные симбиотические системы с тонко отрегулированными механизмами взаимного влияния (Petanović, Kielkiewicz, 2010a,b). Жизненные циклы галловых клещей жестко привязаны к фенологическим изменениям в организме растений (Keifer, 1975). Так, в областях с сезонным климатом, перезимовавшие самки, заселяя молодые листья весной, индуцируют галлогенез; в течение нескольких недель на листьях формируются галлы, в которых летом идет бурное размножение клещей; затем начинается медленное старение галла, завершающееся обычно к началу заморозков (Сухарева, Четвериков, 2013). К этому времени внутри галла отрождается поколение зимующих особей, которые зимуют внутри усыхающего галла, либо мигрируют к другим местам зимовки (под чешуями почек, в листовых следах, трещинах коры).

Процесс галлообразования протекает под влиянием комбинации множества факторов, связанных как с инфекционным агентом (клещом), так и

с хозяином (растением). В литературе активно дискутируется вопрос: зависит ли тип галла от вида паразита или определяется спецификой самого растения (Keifer, 1975; Westphal, 1992; Petanović, Kielkiewicz, 2010a). При кажущейся простоте этот вопрос отнюдь не тривиальный. Любопытный пример представляет комплекс видов эриофиоидей, образующих галлы на липе (*Tilia* spp.). В этот комплекс входят виды родов *Eriophyes* von Siebold, 1851 и *Phytoptus* Dujardin, 1851. Повреждения, вызываемые тремя разными видами клещей рода *Eriophyes* на одном и том же виде липы, например на *T. cordata*, четко различаются по форме: тонкие рожковидные галлы, плотные войлочные между жилками и рыхлые «угловые» войлочные (в местах отхождения боковых жилок от центральной) (Soika, Kozak, 2013). Тем самым можно заключить, что в случае с клещами рода *Eriophyes* форма повреждения зависит от вида клеща. С другой стороны, один и тот же вид рода *Phytoptus*, например *P. tetratrichus* (Nalepa, 1890), на разных видах лип вызывает разные повреждения: краевые закручивания листа на *T. cordata*, рожковидные галлы на *T. americana* и вздутые войлочные на *T. tomentosa* и *T. platyphyllos* (Шевченко, Рупайс, 1964; Soika, Kozak, 2013). В данном случае можно прийти к выводу, что форма ответной реакции определяется видом растения-хозяина. Однако недавно в ходе молекулярно-филогенетического анализа, базирующегося на изучении последовательностей митохондриального гена цитохром-оксидазы (COI), было показано, что вид *Phytoptus tetratrichus*, по-видимому, представляет собой комплекс видов-двойников, хотя четкая приуроченность каждого из них к определенным видам растений-хозяев не прослеживается (Cvrkovic et al., 2012). Таким образом, наиболее вероятным фактором, определяющим тип галлогенеза, представляется все же видовая принадлежность фитопаразита.

ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Выяснение механизмов галлогенеза под воздействием четырехногих клещей важно как в фундаментальном, так и в практическом аспектах. С одной стороны, повреждения тканей и органов выращиваемых растений причиняют экономический ущерб сельскому хозяйству. С другой стороны, исследование тонких взаимодействий в системе «паразит—хозяин» интересно в плане реконструкции становления симбиотических отношений между клещами и растениями в ходе эволюции. Эти аспекты определяют актуальность и перспективность дальнейших исследований по проблеме галлогенеза. Необходимо найти удобную модель, отвечающую ряду критериев: относительная легкость культивирования в лабораторных условиях, короткий жизненный цикл и высокая скорость образования галлов, а также присутствие данных по регуляторным генам выбранного растения-хозяина в геномных базах данных. На такой модели можно будет проследить морфогенетические и биохимические изменения, происходящие в тканях растения в ходе образования галлов, получить новые данные о генетических механизмах галлообразования, а также прояснить природу галл-индуцирующего агента. Решить все перечисленные вопросы в рамках одного исследования невозможно, поэтому на начальном этапе представ-

ляется актуальным применение наиболее простых и доступных методик. Такое поисковое исследование могло бы включать следующие этапы: (1) сравнение гистологических срезов галлов на разных стадиях развития, (2) оценка изменения экспрессии генов в ходе развития галла, (3) оценка метаболических изменений в растительных клетках под воздействием клещей и (4) сравнение полученных данных.

В представленном выше обзоре было показано, что важнейшую роль в патогенезе играют компоненты слюны клещей и реакция генома клеток хозяина на инъекцию слюны, в которой, вероятно, содержатся факторы, влияющие на экспрессию генов растительных клеток. Мы предполагаем, что в круг поиска возможных триггеров галлогенеза необходимо включить следующие группы генов: гены гомеодомен-содержащих транскрипционных факторов (семейства KNOX и WOX); гены, кодирующие CLE-пептиды; гены транскрипционных факторов, регулирующих адаксиально-абаксиальную полярность листовой пластинки (семейства HD-ZI-PIII, KANADY и YABBY); некоторые гены клеточного цикла (семейства CysD, CysB), а также гены первичного ответа на цитокинины и ауксины (семейства ARR-A и Aux/IAA соответственно). Количественный анализ экспрессии нескольких групп генов в тканях модельного объекта на разных стадиях роста галлов позволит сузить спектр регуляторных генов, вовлеченных в галлогенез.

Наиболее адекватный метод оценки изменения метаболизма в растительных клетках — газовая хромато-масс-спектрометрия (Muravnik, Shavarda, 2012). С помощью этого метода можно выявить метаболомные «сдвиги» в тканях листа, возникающие в ходе галлогенеза. Для этого сначала необходимо получить типовой метаболомный профайлинг (metabolomic profiling) здоровых листьев (молодых, зрелых и старых), который в дальнейшем можно будет интерпретировать как «фон». После этого необходимо провести определение метаболомных профайлингов галла на разных стадиях развития и сопоставить их с соответствующим «фоном». С помощью газовой хроматографии можно также измерить содержание свободных и связанных форм фитогормонов (ауксинов и цитокининов) в здоровых и инфицированных органах модельных растений, а также в самих клещах. Однако эта задача сопряжена с рядом методологических сложностей и потому не рассматривается нами как первоочередная.

Представленная выше поэтапная исследовательская программа по проблематике галлогенеза, индуцируемого четырехногими клещами на растениях, может служить ориентиром для будущих поисковых работ в данном направлении. В дальнейшем она может быть расширена, с условием адекватного подбора модельных объектов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят профессора С. Г. Медведева (ЗИН РАН) и доктора биологических наук А. В. Бочкова (ЗИН РАН) за ценные рекомендации в ходе работы над статьей. Анализ данных по проблеме галлогенеза выполнен Ф. Е. Четвериковым при поддержке Российского научного фонда (грант РНФ № 14-14-00621).

Список литературы

- Сухарева С. И. 1992. Четырехногие клещи на злаках. СПб.: Изд-во СПбГУ. 232 с.
- Сухарева С. И., Четвериков Ф. Е. 2013. Морфологические преобразования при переходе от протогинной к дейтогинной форме самок у четырехногих клещей (Acari: Eriophyoidea). Вестн. СПбГУ. 3(1): 3—15.
- Додуева И., Кирюшкин А., Юрлова Е., Осипова М., Бузовкина И., Лутова Л. 2013. Влияние цитокининов на экспрессию генов CLE редиса. Физиология растений. 60 (3): 399.
- Шевченко В. Г., Рупайс А. А. 1964. Четырехногие клещи (Acarina, Eriophyidae) — вредители парковых насаждений Латвии. В кн.: Фауна Латвийской ССР и сопредельных территорий. 4: 203—239.
- Amrine J. W., jr., Stasny T. A., Flechtman C. H. W. 2003. Revised Keys to World Genera of Eriophyoidea (Acari: Prostigmata). Michigan, Indira Publishing House. 244 p.
- Bird D. M., Koltai H. 2000. Plant parasitic nematodes: habitats, hormones, and horizontally-acquired genes. Journal of plant growth regulation. 19 (2): 183—194.
- Choi J., Choi D., Lee S., Ryu C. M., Hwang I. 2011. Cytokinins and plant immunity: old foes or new friends? Trends in plant science. 16 (7): 388—394.
- Cvrkovic T., Chetverikov P., Vidovic B., Petanovic R. 2012. Molecular analysis of COI mtDNA in *Phytoptus* (Phytoptidae) and *Eriophyes* (Eriophyidae) species associated with galls of *Tilia* spp. (Tiliaceae): preliminary results. In: Proceedings of the International Symposium on Current Trends in Plant Protection, Belgrade, Serbia. 25—28th September, 2012. (p. 483—488), Institute for Plant Protection and Environment.
- De Lillo E., Monfreda R. 2004. 'Salivary secretions' of eriophyoids (Acari: Eriophyoidea): first results of an experimental model. Experimental and Applied Acarology. 34 (3—4): 291—306.
- Dodueva I. E., Frolova N. V., Lutova L. A. 2007. Plant tumorigenesis: different ways for shifting systemic control of plant cell division and differentiation. Transgenic Plant Journal. 1: 3—24.
- Dodueva I. E., Yurlova E. V., Osipova M. A., Lutova L. A. 2012. CLE peptides are universal regulators of meristem development. Russian Journal of Plant Physiology. 59 (1): 14—27.
- Erb M., Meldau S., Howe G. A. 2012. Role of phytohormones in insect-specific plant reactions. Trends in plant science. 17 (5): 250—259.
- Farmer E. E. 2000. Potent mitogenic lipids from gall-inducing insects. Trends in plant science. 5(9): 359—360.
- Galinha C., Bilsborough G., Tsiantis M. 2009. Hormonal input in plant meristems: A balancing act. Seminars in cell & developmental biology. 20 (9): 1149—1156.
- Hartig K., Beck E. 2006. Crosstalk between auxin, cytokinins, and sugars in the plant cell cycle. Plant Biology. 8 (3): 389—396.
- Kane N. A., Jones C. S., Vuorisalo T. 1997. Development of galls on leaves of *Alnus glutinosa* and *Alnus incana* (Betulaceae) caused by the eriophyid mite *Eriophyes laevis* (Nalepa). International Journal of Plant Sciences. 158 (1): 13—23.
- Keifer H. H. 1975. Eriophyoidea Nalepa. Mites Injurious to Economic Plants. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London. 327—533.
- Lutova L. A., Dodueva I. E. 2007. Role of meristem-specific genes of plants in formation of genetic tumors. Russian Journal of Developmental Biology. 38 (6): 350—362.
- Mitchum M. G., Xiaohong W., Davis E. L. 2008. Diverse and conserved roles of CLE peptides. Current opinion in plant biology. 11 (1): 75—81.
- Muravnik L. E., Shavarda A. L. (2012). Leaf glandular trichomes in *Empetrum nigrum*: morphology, histochemistry, ultrastructure and secondary metabolites. Nordic Journal of Botany. 30 (4): 470—481.
- Oldfield G. N., Proeseler G. 1996. Chapter 1.4.9. Eriophyoid mites as vectors of plant pathogens. In: Lindquist E. E., Sabelis M. W., Bruin J. (eds). Eriophyoid Mites. Their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests. Amsterdam, Elsevier. 6: 259—276.

- Petanovic R., Kielkiewicz M. 2010a. Plant-eriophyoid mite interactions: cellular biochemistry and metabolic responses induced in mite-injured plants. Part I. Experimental and Applied Acarology. 51 (1—3): 61—80.
- Petanovic R., Kielkiewicz M. 2010b. Plant-eriophyoid mite interactions: specific and unspecific morphological alterations. Part II. Experimental and Applied Acarology. 51: 81—91.
- Raman A. 2012. Gall induction by hemipteroid insects. Journal of plant interactions. 7 (1): 29—44.
- Raman A. 2011. Morphogenesis of insect-induced plant galls: facts and questions. Flora. 206 (6): 517—533.
- Roivainen H. 1951. Contributions to the knowledge of the eriophyids of Finland. Acta Entomologica Fennica. 8: 1—72.
- Soika G., Kozak M. 2013. *Eriophyes* species (Acari: Eriophyoidea) inhabiting lime trees (*Tilia* spp.: Tiliaceae) — supplementary description and morphological variability related to host plants and female forms. Zootaxa. 3646 (4): 349—385.
- Sopow S. L., Shorthouse J. D., Strong W., Quiring D. T. 2003. Evidence for long-distance, chemical gall induction by an insect. Ecology Letters. 6 (2): 102—105.
- Suzuki H., Yokokura J., Ito T., Arai R., Yokoyama C., Toshima H., Nagata S., Asami T., Suzuki Y. 2014. Biosynthetic pathway of the phytohormone auxin in insects and screening of its inhibitors. Insect biochemistry and molecular biology. 53: 66—72.
- Testone G., Bruno L., Condello E., Chiappetta A., Bruno A., Mele G., Tartarini A., Spano L., Innocenti A. M., Mariotti D., Bitonti M. B., Giannino D. 2008. Peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] KNOPE1, a class I KNOX orthologue to *Arabidopsis* BREVIPEDICELLUS/KNAT1, is misexpressed during hyperplasia of leaf curl disease. Journal of experimental botany. 59 (2): 389—402.
- Tooker J. F., Helms A. M. 2014. Phytohormone dynamics associated with gall insects, and their potential role in the evolution of the gall-inducing habit. Journal of chemical ecology. 40 (7): 742—753.
- Westphal E. 1992. Cecidogenesis and resistance phenomena in mite-induced galls In: Shorthouse J., Rohfritsch O. (eds). Biology of insect-induced galls. Oxford University Press, New York. P. 141—156.
- Westphal E., Manson D. C. M. 1996. 1.4.6 Feeding effects on host plants: Gall formation and other distortions. In: Lindquist E. E., Sabelis M. W., Bruin J. (eds). Eriophyoid Mites. Their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests. Amsterdam, Elsevier. 6: 231—242.

GALLOGENESIS INDUCED BY ERIOPHYOIDS (ACARIFORMES: ERIOPHYOIDEA)

P. E. Chetverikov, A. E. Vishyakov, I. T. Dodueva, M. A. Osipova,
S. I. Sukhareva, A. L. Shavarda

Key words: mite-plant interactions, pouch gall, phytohormone, phytopathogenes, gene expression.

SUMMARY

Eriophyoid mites are a group of phytoparasites of high economic importance due to their ability to transmit phytopathogens and cause the development of various plant malformations including galls. Chemical compounds of mite saliva injected into plant cells and the reaction of the plant cell genome play the crucial role in the gall formation process. Various triggers specific to plant DNA (e.g. exogenous phytohormones) and pathogenic microbes may be the factors inducing the gallogenesis. The process of gall formation is a

complex growth reaction induced in the epidermal cells. Mechanisms of the gallogenesis induced by eriophyoids are studied very insufficiently. The analysis of the available literary data shows that malformations caused by eriophyoids on plants significantly vary in shape, topography, and longevity and may have different etiologies. Differences in the shape of a gall depend, first of all, on the mite species; plants, however, demonstrate limited number of gall types. Clarified classification of galls induced by eriophyoid mites is proposed. A gradual program for future studies is represented.
